

Dugesiana, Año 23, No. 1, Enero-Junio 2016, es una publicación Semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, http://www.revistascientificas.udg.mx/index.php/DUG/index, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007-9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete Heredia, Editor. Fecha de la última modificación 30 de junio 2016, con un tiraje de un ejemplar.

Dugesiana 23(1): 59-73
Fecha de publicación: 30 de junio 2016

ISSN 1405-4094 (edición impresa)
ISSN 2007-9133 (edición online)
Trabajo de revisión

Comunicación química de coleópteros Melolonthidae distribuidos en México: a una década de distancia

Chemical communication in Coleoptera Melolonthidae of Mexico: a decade of distance

Angel Alonso Romero-López

Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Col. Jardines de San Manuel, Código postal 72570, Puebla, México. Correo electrónico: alonso.romerolopez@correo.buap.mx

RESUMEN

Después de 10 años de estudios sobre ecología química de los coleópteros Melolonthidae ("melolóntidos"), se cuenta con registros de la "comunicación química sexual" (CQS) y de la "comunicación química alimentaria" (CQA) (interacción melolóntido-planta hospedera) de especies distribuidas en México de los géneros *Phyllophaga*, *Macrodactylus*, *Cyclocephala* y *Paranomala*. Esto ha permitido recopilar información sobre la comunicación química ("emisor", "mensaje químico", "receptor") de algunas de estas especies. En lo referente a la CQS, en el "emisor" se han localizado tres posibles sitios de producción de atrayentes sexuales en las hembras de este grupo: 1) un epitelio secretor especializado ubicado en la cámara genital; 2) microorganismos endosimbióticos y 3) glándulas accesorias tipos I y II. El "mensaje químico" ha sido parcialmente identificado y probada su actividad biológica, encontrándose derivados fenólicos (butilhidroaxianisol), derivados de aminoácidos (3,3 dietil 2,4 azetidina-dione) y ácidos grasos (ácido hexadecanoico, ácido eurícico), entre otros compuestos. Para el "receptor", se ha obtenido información sobre la anatomía y electrofisiología del sistema olfativo de estos escarabajos, además de identificar tipos y "subtipos" de quimiorreceptores antenales relacionados con la atracción sexual (sensilas placoideas y auricílicas). En el caso de la CQA, se han logrado probar algunos "emisores" (hojas y raíces de plantas consideradas hospederas de adultos de *Macrodactylus*), los cuales liberan "mensajes químicos" (aún por identificar) que provocan la atracción del "receptor" (hembras y machos, en este caso, con sensilas relacionadas con la captación de estos volátiles -basicónicas y celocónicas-). Por último, se discute el impacto de esta línea de investigación en el estudio de los melolóntidos mexicanos desde diferentes enfoques y las perspectivas de consolidación como alternativa para el conocimiento, manejo y conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: Comunicación química sexual, comunicación química alimentaria, melolóntidos, atrayentes, manejo, conservación.

ABSTRACT

After 10 years of studies on chemical ecology of the Coleoptera Melolonthidae ("melolonthids"), there are records of "sexual chemical communication" (SCC) and "alimentary chemical communication" (ACC) (melolonthid-host plant interaction) of species distributed in Mexico of *Phyllophaga*, *Cyclocephala*, *Macrodactylus*, and *Paranomala*. This has allowed to obtain information about chemical communication ("sender", "chemical message", "receiver") of some of these species. In relation to SCC, for "sender" three possible sex attractants production sites have been located in the females of Melolonthidae: 1) a specialized secretory epithelium located into the genital chamber; 2) endosymbiotic microorganisms and 3) accessory glands type I and type II. The "chemical message" has been partially identified and tested its biological activity, finding derived phenolic (butylhydroaxyanisole), derived from amino acids (3.3 diethyl 2,4 azetidina-dione), fatty acids (hexadecanoic acid, euricic acid), among other compounds. For the "receiver", we have obtained information about the anatomy and electrophysiology of the olfactory system of these beetles, as well as identify types and "subtypes" of antennal chemoreceptors, related to the sexual attraction (placodea and auricilic sensilla). In the case of ACC, has been test some "senders" (leaves and roots of plants considered as a host of *Macrodactylus*), which released "chemical messages" (yet to be identified) that cause the attraction of the "receiver" (females and males), in this case, with the sensilla related to the uptake of these volatiles (basiconic and coeloconic sensilla). Finally, the impact of this research area for the study of the melolonthids of Mexico from different approaches and perspectives of consolidation as an alternative for the knowledge, management and conservation of biodiversity, is discussed.

Key words: Sexual chemical communication, alimentary chemical communication, melolonthids, attractants, management, conservation.

El estudio de la comunicación química de un insecto permite conocer la etapa de su comportamiento en la cual puede encontrarse el intercambio de información química. Cuando el contexto de ello es la "comunicación química sexual" (CQS), está involucrado un "emisor" (generalmente, las hembras), con la producción y liberación del "mensaje químico" (atrayentes o feromonas sexuales), además de la localización de éste por parte del "receptor" (generalmente, los machos). De igual modo, cuando se habla de la "comunicación química alimentaria" (CQA), estos tres elementos son el eje fundamental de la comunicación, modificándose sólo los interactuantes propios de una relación planta-insecto. En el caso de los coleópteros Melolonthidae (melolóntidos), ambos esquemas de comunicación química han comenzado a estudiarse en los últimos 10 años. La CQS ha sido el principal interés en especies distribuidas en México: se ha obtenido información del esquema completo para cuatro especies del género *Phyllophaga*, dos de *Macrodactylus*, una de *Cyclocephala* y una de *Paranomala*, mientras que

en el caso de diversas especies de la tribu Hopliini, se han recopilado datos exclusivamente sobre el "receptor". Con respecto a la CQA melolóntido-planta hospedera, se cuenta con información incipiente sobre la atracción que provocan algunas plantas hospederas como el maíz *Zea mays* (L.) (Poaceae) y el "azumiate" *Selecio salignus* (Kunth) (Asteraceae) en hembras y machos de *M. nigripes* y *M. mexicanus*, en condiciones de laboratorio (Nieves-Silva y Romero-López 2016, Romero-López *et al*. datos no publicados).

El presente ensayo pretende difundir la información que se ha podido recopilar durante la década reciente, sobre la comunicación química de los melolóntidos mexicanos. Esta línea de investigación, desde ambas vertientes (enfoques CQS y CAA), ofrece perspectivas atractivas para obtener información básica sobre la biodiversidad de México, para complementar aspectos taxonómicos, filogenéticos y evolutivos del grupo, brindar alternativas para el manejo de especies plaga y para proponer estrategias para la conservación de melolóntidos "benéficos".

1. Generalidades de la familia Melolonthidae

De acuerdo a Cherman y Morón (2014), la familia Melolonthidae comprende un número considerable de coleópteros de formas, tamaños y hábitos variados. En general, los adultos de este grupo presentan antenas formadas por ocho a diez artejos, de los cuales tres a siete corresponden a la maza antenal. El tamaño corporal es variable: una longitud total de 3 a 130 mm, mientras que la anchura máxima de los élitros es de 1.8 a 51 mm y la expansión alar entre 8 y 230 mm. La longitud dorsal es de 12 a 225 mm y la anchura del abdomen de 2 a 40 mm. Los adultos presentan dimorfismo sexual diverso, desde muy acentuado hasta poco perceptible. Coloración diversa, de origen químico, físicoquímico o físico. Las larvas son escarabeiformes con antenas formadas por cuatro artejos alargados Pupas exaradas y adécticas.

Los melolóntidos están presentes en todos los hábitats continentales, insulares y algunos lénticos, excepto en ambientes con hielos perennes. Se encuentran desde el edafón hasta el dosel; los adultos se alimentan de hojas, flores, tallos, frutos, polen, néctar, savia, corteza y detritus vegetal, rara vez depredan adultos o inmaduros de coleópteros, homópteros o formícidos. Las larvas consumen raíces, humus o xilema. Varias especies se asocian con nidos de termitas y hormigas y madrigueras de roedores (Morón *et al*. 1997, Morón *et al*. 2014). Se trata de insectos holometábolos (durante su desarrollo ocurren eventos de embriogénesis y diferenciación con intervención de formas larvarias y pupales) con huevo, tres estadios larvales, pupa y adulto. El ciclo de vida es usualmente univoltino, bivoltino o trivoltino (Morón *et al.* 2014).

Con respecto a la ecología y comportamiento de estos insectos, el interés se ha centrado recientemente en aspectos de su comportamiento precopulatorio, principalmente la fase relacionada con la participación de sustancias químicas. En la presente revisión, se efectúa un recuento del avance en los estudios sobre la comunicación química de estos insectos, principalmente en aquellos que están relacionados con su actividad sexual y alimentaria.

2. Comunicación química sexual de los melolóntidos

La Ecología química se encarga del estudio de sustancias químicas relacionadas en las interacciones ecológicas intra e interespecíficas entre organismos (Wood 1983, Cortez 2013). Dichas sustancias son consideradas como infoquímicos, los cuales transmiten información en una interacción entre muchos individuos, provocando en el receptor una respuesta conductual o fisiológica, con carácter adaptativo para cualquiera de los interactuantes o para ambos (Dicke y Sabelis 1988). Éstos se subdividen en aleloquímicos y feromonas. Los aleloquímicos median interacciones entre dos individuos de diferentes especies y se dividen en alomonas (el segundo interactuante se favorece en el contacto), kairomonas (solo el primero de los interactuantes se beneficia) y sinomonas (ambos interactuantes son beneficiados). En el caso de las feromonas, sustancias que se encuentran involucradas en interacciones entre individuos de la misma especie, destacan las feromonas sexuales, los cuales median interacciones entre organismos de la misma especie y diferente sexo, con fines de apareamiento (Nordlund y Lewis 1976, Dicke y Sabelis 1988).

El interés por la comunicación química y el comportamiento sexual de los insectos fitófagos, que se integran en el término "comunicación química sexual" (CQS) (Romero-López y Arzuffi 2010) se ha incrementado de manera importante en años recientes, principalmente por los beneficios que se obtienen en el área agrícola con el monitoreo, manejo y control de plagas. En general, el estudio de la CQS de un insecto permite conocer la etapa de su comportamiento en que puede observarse algún tipo de comunicación basada en el uso de sustancias químicas conocidas como infoquímicos (Dicke y Sabelis 1988). Dicha etapa se considera como comportamiento precopulatorio y es lo que ocurre entre el momento en que aparece el elemento "emisor" (generalmente la hembra) del infoquímico o "mensaje químico" y es localizado por el "receptor" (generalmente el macho), hasta el momento en que se presenta el contacto sexual (Eberhard 1993, Facundo *et al*. 1999). La forma más práctica de estudiar la CQS de un insecto es conocer su comportamiento precopulatorio, ubicar la fase en la que pudiera estar involucrada alguna sustancia atrayente, establecer el momento en que el emisor comienza a atraer al receptor (ya sea con movimientos corporales o con la liberación de un mensaje químico, que en este caso es un atrayente o feromona sexual) y darle seguimiento al desenlace de esta etapa de cortejo, conformada por el acercamiento del receptor hacia el emisor y el contacto sexual final (Facundo *et al*. 1999, Romero-López y Arzuffi 2010) (Figura 1). Bajo este esquema, es posible abordar la CQS de cualquier modelo biológico o

grupo, como es el caso de los melolóntidos.

2.1. Comportamiento precopulatorio

Para el estudio de la CQS de una especie en particular, se requiere antes que cualquier cosa, contar con información sobre su comportamiento precopulatorio. La secuencia de patrones que conforman el comportamiento de los melolóntidos, se basa en una constante general: mientras las hembras emergen, liberan sustancias con las cuales atraen los machos (Morón 1986, Eberhard 1993, Leal 1998, Romero-López y Arzuffi 2010). Los actos que anteceden y provocan la liberación de los atrayentes y/o feromonas sexuales, forman parte del patrón conocido como "llamado sexual", término empleado para referir el comportamiento que presentan las hembras de diversos insectos, incluidos los coleópteros, inmediatamente antes y durante la exposición de su glándula feromonal (McNeil 1991, Leal 1998). Existen descripciones del comportamiento que antecede a la cópula en los coleópteros Melolonthidae. Se cuenta con información para *Costelytra zealandica* White, 1846 (Chapman 1975), *Phyllophaga crinita* Burmeister, 1855 (Teetes *et al*. 1976), *Cyclocephala borealis* Arrow, 1911 (Potter 1980), *Cyclocephala immaculata* Olivier, 1789 (Potter 1980), *Phyllophaga anxia* LeConte, 1850 (Guppy 1982), *Phyllophaga macrophylla* Bates, 1888 (Morón 1986), *Cotinis nitida* L., 1758 (Domek y Johnson 1987), *Phyllophaga vetula* Horn, 1887 (Villalobos 1990), *Holotrichia parallela* Motschulsky, 1854 (Leal *et al*. 1992), *Phyllophaga vicina* Moser, 1918 (Eberhard 1993), *Anomala* (=*Exomala*) *orientalis* Waterhouse, 1875 (Zhang *et al*. 1994, Facundo *et al*. 1999), *Maladera matrida* Argaman, 1986 (Yarden y Shani 1994, Falach *et al*. 2003), *Phyllophaga lalanza* Saylor, 1941 (Morón *et al*. 1996), *Paragymnetis flavomarginata sallei* Schaum, 1849 (Arce-Pérez y Morón 1999), *Holotrichia reynaudi* Blanchard, 1851(Ward *et al*. 2002), *Phyllophaga lanceolata* Saylor, 1825 (Nojima *et al*. 2003), *Phyllophaga elenans* Saylor, 1938 (Oehlschlager *et al*. 2003), *Phyllophaga cuyabana* Moser, 1918 (Oliveira y García, 2003) y *Popillia japonica* Newman, 1841 (Switzer *et al*. 2004).

En lo referente a especies distribuidas en México, se ha estudiado el comportamiento precopulatorio de *Phyllophaga ravida* Blanchard, 1850, *Phyllophaga macrocera* Bates, 1888 y *P. vetula* (Romero-López *et al*. 2007), así como de *Phyllophaga obsoleta* Blanchard, 1850 (Romero-López y Arzuffi 2010) (Figura 1), *Phyllophaga opaca* Moser, 1918 y *Phyllophaga crinita* Arrow, 1933 (Romero-López *et al*. 2016a). En la actualidad, se cuenta ya con la descripción del comportamiento precopulatorio de *Macrodactylus mexicanus* Burmeister, 1845 (Benítez-Herrera *et al*. 2015) y se realizan observaciones sobre el comportamiento de hembras y machos de *Macrodactylus nigripes* Bates, 1887 (Romero-López *et al*. datos no publicados), así como de *Cyclocephala lunulata* Burmeister, 1847 (Benítez-Herrera *et al*. datos no publicados). A partir de esta información, es posible abordar a cada uno de los elementos de la CQS.

2.2. "Emisor" - CQS

2.2.1. Epitelio glandular especializado en la secreción de atrayentes

Las hembras de este grupo de escarabajos cuentan con sitios de producción de atrayentes o feromonas sexuales conformados por una línea de células epiteliales ubicadas debajo de la cutícula, en la superficie de la placa anal y en los esternitos apicales; el atrayente es emitido al exterior a través de canales cuticulares (Tada y Leal 1997).
Este tipo de sitio productor es característico de especies del género *Anomala*. En cambio, en otras especies, la morfología del sitio de producción es más diverso. Las hembras de *Heptophylla picea* Motschulsky, 1857, presentan una "glándula feromonal" parecida a la de los integrantes de *Anomala* (Tada y Leal 1997) y las hembras de *Rhizotrogus aequinoctialis* Herbst, 1871, muestran una estructura en forma de "bolsa" de color "lechoso" al final del abdomen (Leal 1998).

En el caso de *H. parallela* y *P. obsoleta*, las hembras presentan un "llamado sexual" particular en el cual exponen en su ápice abdominal una estructura parecida a un saco. Este saco o "bolsa" es la cámara genital protráctil que forma parte del aparato reproductor de las hembras (Romero-López *et al*. 2009), dentro de la cual se sugiere que se producen los infoquímicos (Leal *et al*. 1993). Se sabe de la existencia de un epitelio especializado con potencial secretor de atrayentes sexuales en la sección posterior de la cámara genital de hembras de *H. parallela* (Kim y Leal 1999). Esto mismo se ha descrito para hembras de las especies mexicanas *P. opaca* (Romero-López *et al*. 2010a) (Figura 2), *P. obsoleta* (Romero-López *et al*. 2011) y *M. mexicanus* (Benítez-Herrera *et al*. 2015), adicionándose la participación de las glándulas accesorias tipo I y tipo II en los tres casos; dichas glándulas están conectadas a la cámara genital de las hembras.

A la fecha continúan estudiándose morfológicamente las cámaras genitales y glándulas accesorias de hembras de *M. nigripes* y *P. ravida* (Romero-López *et al*., datos no publicados), en la búsqueda de este tipo de sitios de producción.

2.2.2. Participación de microorganismos

La otra variante de la producción de atrayentes sexuales en los melolóntidos es la presencia de microorganismos dentro de estructuras específicas del aparato reproductor de las hembras. En la naturaleza existen interacciones estrechas entre individuos de diferentes especies, las cuales puedan afectarse entre sí o beneficiarse con la interacción; a esto se le conoce como simbiosis (Rodríguez y Redman 2008). La simbiosis puede ser clasificada como endosimbiosis cuando uno de los que intervienen en la interacción habita dentro del otro. Esto se puede encontrar en las interacciones de bacterias con invertebrados, en donde se han obtenido evidencias de que éstas producen sustancias químicas (Dickschat *et al*. 2005). En los melolóntidos, este tipo de interacción ecológica sólo ha

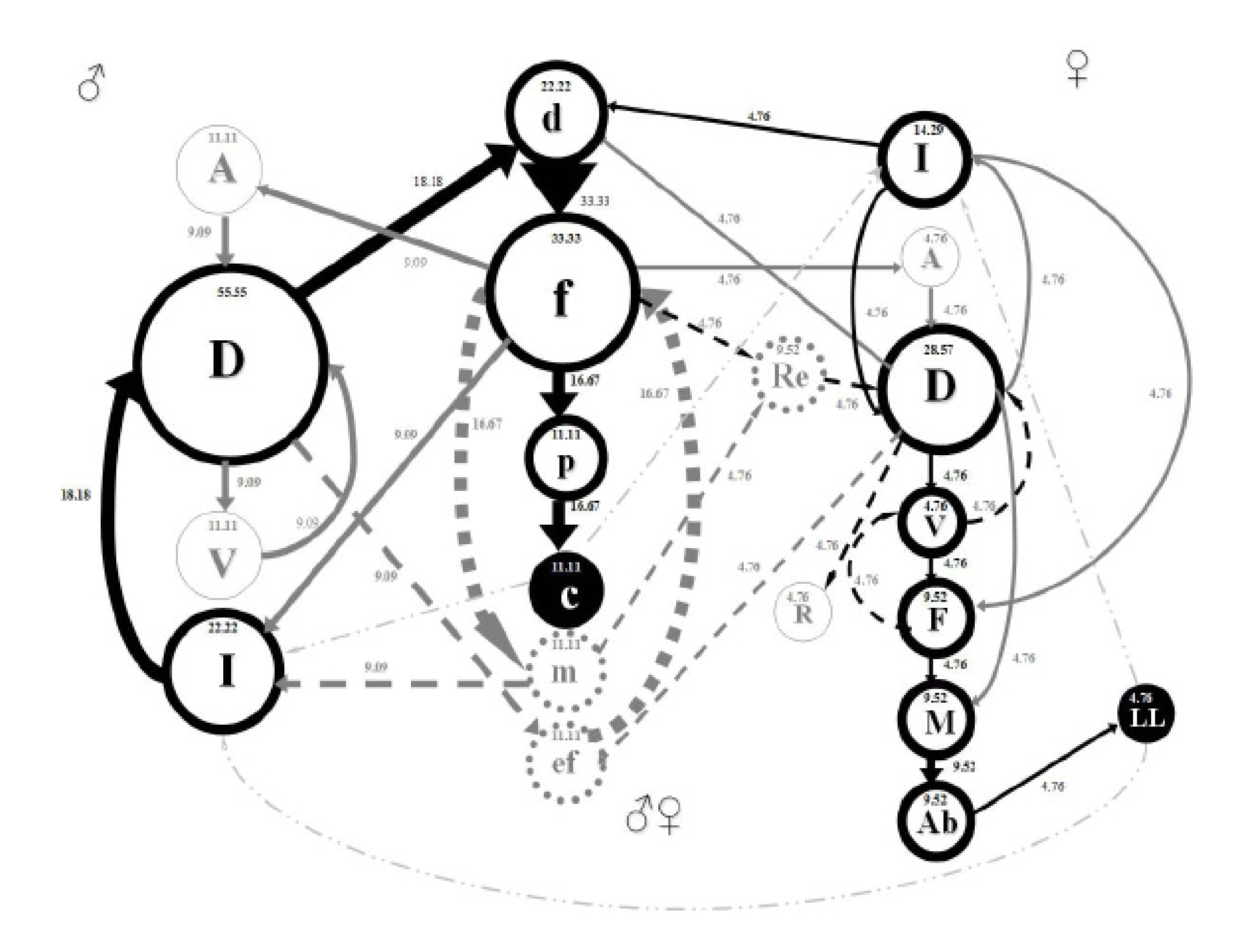


Figura 1. Etograma del comportamiento precopulatorio de *Phyllophaga obsoleta*, como resultado de sesiones de observación, en el cual se representan los patrones principales relacionados con su comunicación química sexual. Los círculos representan la frecuencia con que cada patrón se repitió y el tamaño de los mismos indica qué tantas veces se presentó ese mismo patrón a lo largo de los registros. Las flechas representan las transiciones de un patrón a otro y el grosor de las mismas indica la frecuencia con que se presentaron dichas transiciones. Las frecuencias relativas de cada patrón y de las transiciones fueron representadas como porcentajes (números marcados dentro de los círculos o junto a las flechas). Modificado de Romero-López *et al*. (2003).

Patrones clave en la comunicación química sexual
Patrones importantes en la comunicación química sexual
Patrones relacionados con estímulos visuales
Patrones relacionados con el comportamiento sexual en general
Transiciones importantes en la comunicación química sexual
Transiciones alternativas en la comunicación química sexual
Transiciones importantes en el comportamiento sexual en general
Transiciones alternativas en el comportamiento sexual en general
Otras transiciones alternativas relacionadas con estímulos visuales

sido documentada para hembras de *C. zealandica*; en el interior de las glándulas accesorias de las hembras de esta especie presentan bacterias endosimbióticas que, según los autores, producen fenol; este compuesto químico ha sido considerado como la feromona sexual de esta especie (Hoyt *et al*. 1971). A partir de dicho antecedente, el interés resurgió para continuar con esta línea de investigación para especies distribuidas en México. En el contexto, en años recientes se han obtenido resultados alentadores para integrantes de los géneros *Phyllophaga*, *Macrodactylus*, *Cyclocephala* y *Paranomala*. En el caso de *Phyllophaga*, los estudios se han centrado en tres especies (*P. ravida*, *P. macrocera* y *P. obsoleta*), contándose con un avance consistente en hembras de *P. ravida*. Para éstas se han encontrado dos tipos de bacterias en el interior de la cámara genital, que al ser cultivadas *in vitro* se distinguen por las siguientes características: 1) colonia de color amarillo con un diámetro de 3 a 4 mm, lisa, ondulada, de forma irregular umbonada, con olor pronunciado y 2) colonia de menor tamaño, con un diámetro de 1 a 2 mm, presentando un color blanco, trasparente, liso, con un olor pronunciado también (Romero-López *et al*. 2016b). Para *Macrodactylus*, se han obtenido resultados desde los enfoques morfológico y microbiológico con hembras de *M. nigripes*, observándose

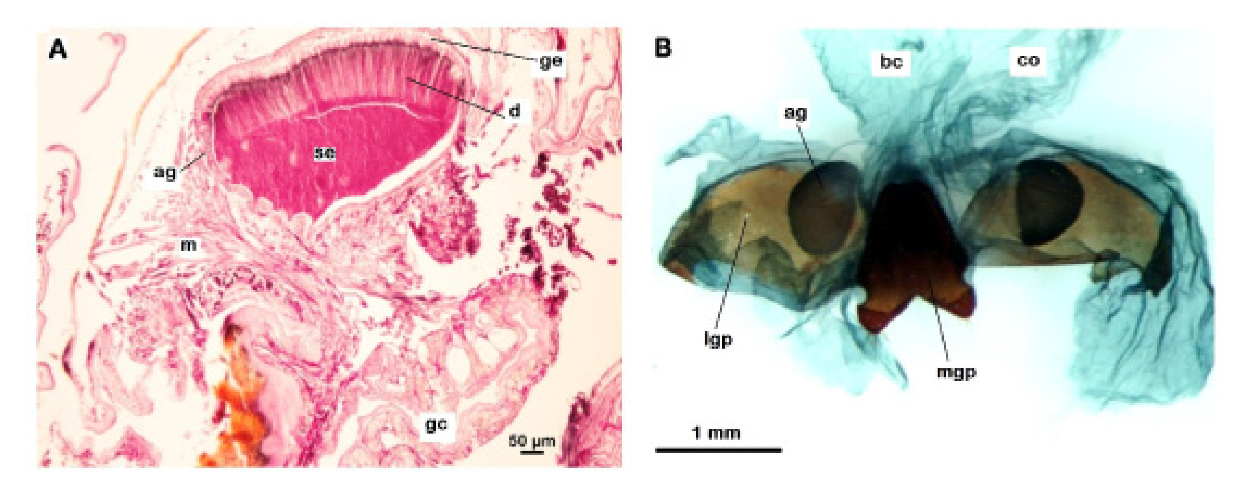


Figura 2. Microfotografías del aparato reproductor de la hembra de *Phyllophaga opaca*, con énfasis en los posibles sitios productores de atrayentes sexuales. A, cámara genital extendida (tratamiento con negro de clorazol e hidróxido de potasio. B, corte histológico de la glándula accesoria tipo I y de la cámara genital con tinción de Feulgen-green. ag= glándula accesoria tipo I; bc= *bursa copulatrix*; co= oviducto común; gc= cámara genital; ge= células glandulares epidermales; d= conductos de las células glandulares epidermales; lgp= placas genitales laterales; m= músculos; mgp= placas genitales medias; se= secreciones. Tomado de Romero-López *et al*. (2010a).

un solo tipo de bacterias dentro de la cámara genital. Las bacterias en esta especie presentan características únicas y distintas en comparación a las obtenidas en el tracto digestivo como color y tamaño: 1 mm de diámetro de la colonia, borde liso con forma circular y un margen entero, con una elevación convexa, superficie lisa, aspecto húmedo con una consistencia cremosa y translúcida, con una reflexión de la luz brillante. Otra de las características para destacar es el olor característico, pronunciado y penetrante que logra percibirse en la colonia bacteriana (Romero-López *et al*. 2016b). Al momento se está a la espera de resultados concluyentes para *C. lunulata* y *Paranomala inconstans* Burmeister, 1847 y quedan pendientes los estudios bioquímicos, metabólicos y moleculares para todas las especies mencionadas que permitan la identificación taxonómica de las bacterias encontradas. Asimismo, se requiere de los bioensayos de confirmación de actividad biológica para validar la atracción de los compuestos liberados por estos microorganismos.

2.3. “Mensaje químico” - CQS

La composición de los atrayentes y/o feromonas sexuales de las diferentes especies de melolóntidos estudiadas a la fecha, presenta una gran diversidad química, desde infoquímicos constituidos por derivados de ácidos grasos, alcaloides (Leal *et al*. 1997), derivados de aminoácidos y compuestos terpénicos (Leal 1998, 2001), hasta derivados de azufre (Robbins *et al*. 2003) y fenólicos (Zarbin *et al*. 2007, Romero-López y Arzuffi 2010). En algunos casos, no ha sido posible completar el proceso de identificación de alguna sustancia atrayente, es decir, se ha obtenido el perfil químico por cromatografía de gases y espectrometría de masas (CG-EM), pero no se ha cumplido con el proceso completo de confirmación biológica a través de bioensayos en olfatómetro, túnel de viento, electroantenografía (EAG) o pruebas en campo (Leal 1998). En este caso, la sustancia se denomina atrayente sexual y así debería manejarse hasta que se concluya con la efectividad biológica de cada uno de los compuestos extraídos e identificados (Romero-López *et al*. 2005a).

En la última década, aunque no se ha logrado validar y obtener la patente de algún atrayente o feromona sexual de especies distribuidas en México, se cuenta ya con un perfil de compuestos con potencial químico-ecológico. Para *P. obsoleta* se han logrado identificar derivados cuticulares basados principalmente de hidrocarburos alifáticos, derivados de ácidos grasos (Romero-López *et al*. 2005b) y derivados fenólicos, como el butilhidroxianisol (Romero-López y Arzuffi 2010). Este compuesto ya ha sido probado en bioensayos de laboratorio (olfatómetro) y campo, restando sólo su validación con pruebas de EAG.

Se ha obtenido también el perfil químico de otras especies de *Phyllophaga*, como *P. ravida* y *P. opaca*. Para la primera, se han extraído e identificado ocho compuestos químicos: ciclohexano, 1,1’ (2 tridecil 1,3 propanedil) bis-; 10 metil eicosane; 5 butil hexadecano; 3 hexen 2 ona; 3,3 dietil 2,4 azetidinadiona; 3 metileno 2 pentanona; 2 metoxi 2 metil butano y tetrametil oxirano (Cuadro 1). En el caso de *P. opaca*, se han obtenido siete compuestos: colestadienol-4,6,3 (3á); colesterol; colestadieno-3,5; 2-metil heptadecano; dl-á-tocoferol succinato; 9,19-ciclolanostenol-24,3, acetate y lupenol -20 (29), 3 acetato (3á) (Romero-López *et al.* datos no publicados).
Con respecto al género *Macrodactylus*, se cuenta ya con un avance del 90% en la identificación del perfil químico de *M. mexicanus* y *M. nigripes*, encontrándose derivados de hidrocarburos y de ácidos grasos, además de algunas cetonas y alcoholes (Romero-López *et al*. datos no publicados).

Es probable que estos compuestos formen parte de los atrayentes sexuales de dichas especies, a partir del cual podría obtenerse un producto biótico que además

de ser fundamental en la CQS de cada una (con los correspondientes aportes desde el enfoque taxonómico-filogenético-evolutivo), ofrezca alternativas para una estrategia de manejo de plagas agrícolas.

2.4. “Receptor” - CQS

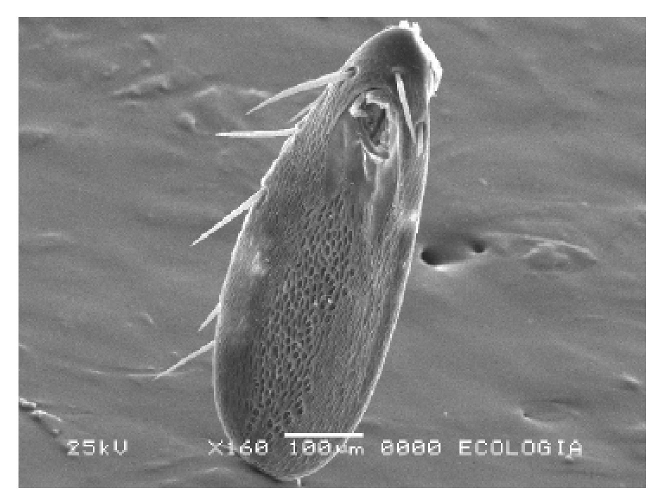
2.4.1. Morfología y distribución lamelar

La mayoría de las estructuras sensoriales que captan los atrayentes y/o feromonas sexuales se localizan en las antenas de los melolóntidos, en particular en las sensilas ubicadas en sus lamelas (Morón 1986). Estas sensilas o receptores están funcionalmente adaptadas para responder a los estímulos químicos suspendidos en el aire (Visser 1986). Los machos de estos coleópteros presentan una alta sensibilidad a estas sustancias químicas incluso en bajas concentraciones gracias a sistemas sensoriales muy sensibles y específicos, que se encuentran en sus antenas (Maïbéche-Coisne *et al.* 2004). Los atrayentes sexuales liberados por las hembras son captados en las quimiosensilas o quimiorreceptores localizados en ambos lados de la lamela antenal de los machos (Romero-López y Morón 2013). La mayoría de estos receptores antenales pueden ser observados como modificaciones cuticulares de tres tipos: láminas con poros huecos, láminas con poros sobre cavidades y estructuras en forma de filamentos (Meinecke 1975). No obstante, en estudios recientes se ha ido afinando la identificación con base en la morfología cuticular externa de éstos. Ochieng *et al*. (2002), Romero-López *et al*. (2004, 2010b, 2013) y Romero-López y Benítez-Herrera (2014), han propuesto una clasificación en la que pueden identificarse hasta seis tipos de quimiorreceptores en diferentes especies de *Phyllophaga* y de la subfamilia Hopliinae: tricoideos, quéticos, basicónicos, celocónicos, auricílicos y placoideos, siendo los cuatro últimos los principales involucrados en la recepción de infoquímicos y en particular, los auricílicos (AUS) y placoideos

Cuadro 1. Compuestos extraídos con hexano de la cámara genital protráctil de hembras de *Phyllophaga ravida* e identificación por cromatografía de gases y espectrometría de masas.

COMPUESTO	FQC	PM	CAS	RT
ciclohexano, 1,1’ (2 tridecil 1,3 propanedil) bis-	$C_{28}H_{54}$	390.7284	55255-74-8	45.15
10 metil eicosano	$C_{21}H_{44}$	296.5741	54833-23-7	43.85
5 butil hexadecano	$C_{20}H_{42}$	282.5475	6912-07-8	43.51
3 hexen 2 ona	$C_6H_{10}O$	98.1430	4376-23-2	6.48
3,3 diethyl 2,4 azetidinediona	$C_7H_{11}NO_2$	141.1677	42282-85-9	6.40
3 metil 2 pentanona	$C_6H_{12}O$	100.1589	565-61-7	4.70
2 metoxi 2 metil butano	$C_6H_{14}O$	102.1748	994-05-8	4.42
tetrametil oxirano	$C_6H_{12}O$	100.1589	5076-20-0	3.38

Datos tomados de la base NIST. FQC= formula química condensada; PM= peso molecular; CAS= Número CAS (Chemical Abstract Services number , por sus siglas en inglés); TR= tiempo de retención (min). n=12.



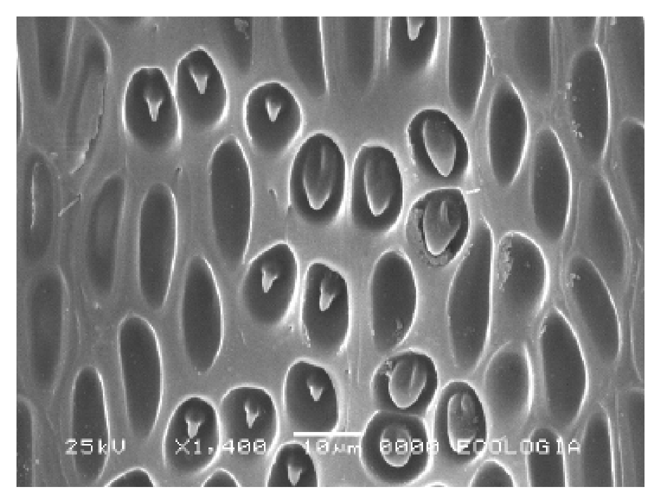


Figura 3. Sensilas antenales de *Macrodactylus mexicanus*. A. Vista frontal de la lamela media de un macho. B. Microfotografía con un acercamiento de la lamela media mencionada previamente, mostrando algunos tipos de sensilas o quimiorreceptores.

(PLAS), protagonistas destacados en la CQS. Diversos autores como Hansson *et al.* (1999), Larsson *et al.* (1999) y Kim y Leal (2000) han documentado que el inicio del procesamiento olfativo para la recepción de atrayentes y feromonas sexuales es muy probable que se presente en los quimiorreceptores PLAS. Estos receptores son los más abundantes y con una distribución más homogénea en la superficie interna de las lamelas de melolóntidos (Larsson *et al*. 1999, Romero-López *et al*. 2004).

Se han identificado diferentes tipos de quimiorreceptores antenales relacionados con la CQS de las diferentes especies estudiadas, en específico los PLAS y AUS en hembras y machos de *Phylloperta diversa* Waterhouse, 1857 (Hansson *et al*. 1999), *Anomala cuprea* Hope, 1839 (Leal y Mochizuki 1993), *Po. japonica* (Kim y Leal 2000) y *Phyllophaga anxia* LeConte, 1850 (Ochieng *et al*. 2002). En melolóntidos mexicanos, existen registros sobre la morfología, número y distribución de todos los quimiorreceptores para las antenas de ambos sexos de *P. obsoleta* (Romero-López *et al*. 2004), *M. mexicanus* (Figura 3) y *M. nigripes* (Romero-López *et al*. datos no publicados). Información exclusiva para la morfometría de las antenas, lamelas y de estos quimiorreceptores se ha recopilado para *P. ravida* (Romero-López *et al*. 2010b), *P. opaca* (Romero-López y Morón 2013), *P. macrocera* (Romero-López y Benítez-Herrera 2014) y diversas especies de la tribu Hopliinae (Romero-López *et al*. 2013).

2.4.2. Electrofisiología y EAG

Las técnicas electrofisiológicas permiten estudiar la relevancia que tiene para los insectos la detección olfativa de infoquímicos. La mayor parte de las referencias sobre la aplicación de estas técnicas están relacionadas con lepidópteros, ya que han sido aplicadas principalmente al estudio de feromonas sexuales (Wadhams 1992). En los coleópteros, los estudios se refieren principalmente a feromonas de agregación y kairomonas (Sánchez-Osorio *et al.* 2007). Todo lo anterior se enfoca en las respuestas electrofisiológicas de las antenas y en casos aislados, de los quimiorreceptores. Los estudios de electrofisiología enfocados a la identificación de volátiles de plantas en melolóntidos (y en la mayoría de los insectos), se basa en la inserción de electrodos en dos zonas específicas del cuerpo de éstos: uno en la región abdominal (“tierra”) y otro en una región del sistema nervioso, ya sea alguno de los lóbulos olfativos o una célula individual de algún quimiorreceptor. En el caso de la EAG, se trata de una de las técnicas electrofisiológicas más empleadas en el área de Ecología química; permite medir las respuestas de las células receptoras de las antenas de un insecto (en el caso de la CQS, principalmente de los machos) a compuestos biológicamente activos (Roelofs 1979). El método EAG permite discriminar entre las sustancias químicas irrelevantes de los infoquímicos que son potencialmente activos para determinada especie de insecto.

Para melolóntidos, se cuenta con algunos reportes sobre EAG enfocada a la identificación de atrayentes y feromonas sexuales, de entre los cuales destacan los correspondientes a *Po. japonica* (Adler y Jacobson 1971), *A. cuprea* (Leal *et al*. 1992), *A. orientalis* (Zhang *et al*. 1994), *Anomala octiescostata* Burmeister, 1844 (Leal *et al*. 1994), *M. matrida* (Yarden *et al*. 1996), *Ph. diversa* (Hansson *et al*. 1999), *H. parallela* (Leal *et al*. 1993) y *P. anxia* (Zhang *et al*. 1997, Ochieng *et al*. 2002). En la mayoría de los casos, las respuestas se dirigen hacia derivados de aminoácidos como L-isoleucina y L-valina.

Para especies distribuidas en México, se cuenta con resultados sobre EAG, midiéndose la respuesta de machos de *P. obsoleta*, *M. nigripes* y *C. lunulata* hacia extractos de la cámara genital de las hembras correspondientes (Romero-López *et al*. datos no publicados), aunque aún no se han probado compuestos sintéticos en forma individual. Por otro lado, en el sentido estricto, ya existen reportes sobre estudios electrofisiológicos para machos de *M. nigripes* durante la búsqueda de infoquímicos exclusivos para la actividad sexual de esta especie, probándose extractos de la cámara genital de hembras en machos (región abdominal y olfativa). Esto en el contexto de estudios anatómicos en los cuales se han identificado las estructuras en las cuales se detonan las respuestas olfativas en los machos de esta especie, conocidas como “cuerpos de seta” (Martínez-Bonilla *et al*. 2014).

3. Comunicación química alimentaria de los melolóntidos

Los “volátiles de plantas” son infoquímicos basados en mezclas complejas de una amplia variedad de compuestos orgánicos, las cuales presentan funciones ecológicas importantes para las plantas: atracción de polinizadores, apoyo en diseminación de semillas y resistencia al ataque de depredadores y patógenos. Asimismo, median una serie de interacciones entre organismos de diferentes niveles tróficos, incluyendo insectos fitófagos y sus parasitoides y depredadores (Agelopolus *et al*. 1999). Los insectos, por su parte, se han adaptado para alimentarse de los órganos de las plantas en el suelo en su fase larvaria y del follaje foliar como adultos (Blossey y Hunt-Joshi 2003). En general, usan los volátiles de plantas para encontrar su alimento, pareja o evitar depredadores. Los insectos que viven en ambientes sobre el suelo poseen varios órganos olfativos y visuales, los cuales les sirven para localizar su alimento antes de llegar a contactarlo, orientándose hacia los hospederos (Méndez-Aguilar *et al*. 2008).

La comunicación química alimentaria (CQA) en los melolóntidos se basa en las interacciones entre larvas o adultos con partes aéreas o raíces de sus plantas hospederas, en este caso, con fines de alimentación, en las cuales están involucrados infoquímicos. Aquí también el esquema de CQA se basa en los tres elementos fundamentales: “emisor”, “mensaje químico” y “receptor”.

3.1. Comportamiento alimentario

Para intentar elucidar el esquema de CQA de cualquier insecto, al igual que con el de CQS, se requiere de obtener información no sólo de cada uno de los componentes de comunicación, sino de todo el esquema en conjunto. Para interacciones melolóntido-planta hospedera, existen varios trabajos que enlistan las especies vegetales que fungen como alimento, refugio y sitios de oviposición de estos insectos (Morón *et al*. 1997, Aragón *et al*. 2010). No obstante, estas mismas interacciones desde un contexto químico-ecológico han sido citadas de forma poco constante, encontrándose menciones en la están incluidos los melolóntidos tanto en su estadio adulto como en su etapa larvaria. Está suficientemente estudiado el comportamiento de los adultos en función de los compuestos químicos que liberan las plantas y que provocan la atracción de éstos. Entre los reportes destacados en este sentido están los correspondientes a *Po. japonica* (Loughrin *et al*. 1995, Heath *et al*. 2001) *Ma. matrida* (Harari *et al*. 1994), *Hoplia communis* Waterhouse, 1875 (Imai *et al.* 1998), *Macrodactylus subspinosus* F., 1775 (Heath *et al*. 2001), *Melolontha hippocastani* F., 1801 (Ruther *et al.* 2000) y *Melolontha melolontha* L., 1758 (Reinecke *et al.* 2002). Para larvas, destacan las interacciones entre *C. zealandica* (Osborne y Boyd 1974) y *Me. hippocastani* (Weissteiner y Schütz 2006, 2012).

Para melolóntidos distribuidos en México, son escasos los reportes específicos en cuestiones de comportamiento alimentario mediado por infoquímicos. Se cuenta con evidencias de la relación entre adultos de *P. obsoleta* y *P. ravida* con árboles de "encino" (*Quercus* sp., Fagaceae), encontrándose que existen infoquímicos involucrados en el acercamiento de éstos a las hojas de estos árboles, para morderlas y aparentemente, alimentarse de ellas (Romero-López *et al*. datos no publicados). Otros registros de este tipo corresponden a adultos de *M. mexicanus* y *M. nigripes*, para los cuales se han efectuado algunas pruebas químico-ecológicas que indican una tendencia a que los infoquímicos liberados por sus plantas hospederas, como el "castaño" (*Aesculus* sp., Sapindaceae), el "pino de navidad" (*Pseudotsuga macrolepis,* Pinaceae), el maíz (*Zea mays*, Poaceae) y el "azumiate" (*Barkleyanthus salicifolius*, Asteraceae), son los que provocan su acercamiento para morder sus hojas y alimentarse aparentemente de ellas (Nieves-Silva y Romero-López 2016, Romero-López *et al*. datos no publicados;). En el caso de registros para larvas, se cuenta con aquellos en los que se describen las respuestas olfativas de individuos de *P. ravida* y *Phyllophaga tumulosa* Bates, 1888 hacia volátiles liberados por las raíces de diferentes plantas como maíz (*Zea mays*, Poaceae) y frijol (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) (Méndez-Aguilar *et al.* 2008). Actualmente se efectúan bioensayos en olfatómetro para evaluar la preferencia de larvas de *M. nigripes* hacia raíces de maíz y "azumiate" (Nieves-Silva y Romero-López 2016).

En todos estos trabajos, el eje rector es la observación de las respuestas de los adultos de estas especies hacia las hojas o raíces de sus plantas hospederas o hacia los compuestos químicos extraídos de estas últimas.

3.2. "Emisor" - CQA

Los volátiles de plantas juegan un papel importante en las interacciones de los melolóntidos, los cuales son emitidos por las especies vegetales que sirven de alimento o refugio para alguna fase de desarrollo del insecto. Los infoquímicos son producidos en muchos tejidos vegetales diferentes y mediante diversos procesos fisiológicos. En algunas plantas, éstos son acumulados en órganos especializados en hojas y tallos y pueden ser desprendidos como deterrentes contra patógenos y fitófagos (Pichersky y Gershenzon 2002). Los volátiles de plantas son producidos principalmente en las flores, pero también se encuentran en los frutos, tallos, hojas y raíz. Las emisiones resultan de la difusión de los volátiles a través de un gradiente de presión de vapor, desde los compartimentos celulares, donde hay relativamente altas concentraciones, al aire que rodea la hoja donde la concentración es relativamente baja (Peñuelas y Llusià 2003). Las tasas de emisión de volátiles de plantas están influenciadas en mayor o menor grado por una gran cantidad de factores que pueden alterar ya sea la síntesis, la presión de vapor o su difusión a la atmósfera. Estos son clasificados en dos grupos principales: genéticos-bioquímicos y externos, subdivido a su vez en bióticos y abióticos. Los del primer grupo determinan la producción y emisión de volátiles porque regulan los niveles de enzima responsable del paso final en la biosíntesis y la disponibilidad del sustrato en la célula y hacen que las emisiones sean altamente específicas y regidas por el desarrollo de la planta; generalmente es en los estadios tempranos cuando hay más emisión (Dudareva *et al*. 2004, Marín-Loaiza y Céspedes 2007). Se conoce poco acerca del sitio de síntesis, pero se propone que se lleva a cabo en el citosol o en los peroxisomas (Marín-Loaiza y Céspedes 2007). No obstante, han surgido estudios que sugieren que los tricomas (Wagner 1991, Glas *et al*. 2012) y los estomas (Effmert *et al*. 2005) son las principales estructuras en las cuales se producen los volátiles de plantas.

Para hospederos vegetales de melolóntidos no existe estudio alguno que se haya enfocado en el "productor" de infoquímicos. Parte de los objetivos en los próximos años es abordar este tema para especies de plantas hospederas mexicanas, específicamente en lo que a la localización de tricomas y estomas con epitelios glandulares se refiere.

3.3. "Mensaje químico" - CQA

Los "volátiles de plantas" son infoquímicos basados en mezclas complejas de una amplia variedad de compuestos orgánicos, que incluyen hidrocarburos saturados e insaturados, ácidos orgánicos, ésteres, aldehídos, cetonas, aminas, óxidos y compuestos sulfúricos; todos ellos se forman a partir de diversas rutas bioquímicas (Visser y De Jong 1988, Vaughn 2001). De los diversos estudios que se

han efectuado para extraer e identificar los volátiles de las plantas hospederas de melolóntidos (ver sección 3.1.), los más representativos son los relacionados con *Po. japonica*. La mayor parte de las pruebas de confirmación biológica se han realizado tomando como base "cebos" elaborados con una mezcla de volátiles de plantas hospederas de esta especie. Entre los principales componentes químicos están el fenetil propionato, el eugenol y el geraniol (Ladd y MacGovern 1980), a los cuales se han ido adicionando otros como el (Z)-3-hexen-1-ol (obtenido de especies de *Quercus*, hospederos de adultos del género *Melolontha*) (Reinecke *et al*. 2006), ácido hexanoico, ácido valérico y octil butirato en proporción 1:1:1 para adultos del género *Macrodactylus* (Arredondo-Bernal *et al*. 1995, Williams *et al*. 1993, 2000), entre los más importantes. Todo esto, considerando los volátiles de especies vegetales sin dañar, liberados de forma natural. Cuando se ha probado la extracción de volátiles a partir de hojas de *Fallopia sachalinensis* (Polygonaceae) infestadas por adultos de *Po. japonica*, se han identificado los compuestos phenilacetonitrilo, (*E*)-β-ocimeno, linalool, (*E*)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno y (*E*,*E*)-α-farneseno. Para larvas, se han logrado identificar algunos compuestos como el β-pineno en raíces de zanahoria (*Dacus carota*, Apiaceae), preferido por inmaduros de *C. zealandica* (Osborne y Boyd 1974) y el anisol en raíces de *Quercus petraea* (Apiaceae) y *Quercus robur* (Apiaceae), preferido por inmaduros de *M. hippocastani* (Weissteiner *et al.* 2012).

En el caso de interacciones melolóntido-planta hospedera con especies distribuidas en México, se han iniciado extracciones e identificaciones por CG-EM para conocer el perfil químico de hojas de maíz y "azumiate".

3.4. "Receptor" - CQA

3.4.1. Morfología y distribución lamelar

De manera general, existen evidencias de que los quimiorreceptores basicónicos (BAS) y celocónicos (COS) son los principales involucrados en la recepción de kairomonas y otros infoquímicos liberados por las plantas hospederas de los melolóntidos *Po. japonica*, *A. cuprea* y *P. anxia*, entre los más destacados en este rubro (Kim y Leal 2000, Larsson *et al*. 2001, Ochieng *et al*. 2002).

Para especies distribuidas en México, se cuenta con datos sobre la morfología externa de los diferentes tipos de BAQS y COS en ambas caras de cada una de las lamelas de hembras y machos de *P. obsoleta* (Romero-López *et al*. 2004), *P. ravida* (Romero-López *et al*. 2010b), *P. opaca* (Romero-López y Morón 2013) y *P. macrocera* (Romero-López y Benítez-Herrera 2014), así como de *M. mexicanus* y *M. nigripes* (Martínez-Bonilla *et al*. 2015). En aquello relacionado con número y distribución de estos quimiorreceptores relacionados con los volátiles de plantas, la información se restringe a adultos de *P. obsoleta* (Romero-López *et al*. 2004) y se encuentra bajo análisis para hembras y machos de *Phyllophaga cristagalli* (Arrow), *P. opaca*, *P. macrocera*, *M. mexicanus* y *M. nigripes*.

3.4.2. Electrofisiología y EAG

Para melolóntidos, pueden encontrarse estudios electrofisiológicos enfocados a probar la actividad biológica de infoquímicos relacionados con su CQA. Este es el caso de los registros para *A. cuprea*, donde el (Z)-3-hexenil acetato y el fenetil propionato resultaron los compuestos más atractivos para machos de esta especie, ubicándose las respuestas en las "áreas heterogéneas" de las lamelas (Larsson *et al*. 2001), las cuales corresponderían a los BAS y COS. También existen reportes de este tipo para adultos de *Ph. diversa*, respondiendo a los volátiles de plantas (Z)-3-hexenil acetato, (E)-2-hexenal y (Z)-3-hexenol (Hansson *et al*. 1999).

En el caso de pruebas por EAG para volátiles de plantas, destaca el trabajo de Yarden *et al*. (1996), en el cual se probó que el compuesto biciclohexil es biológicamente activo para adultos de *M. matrida*; el de Subaharan *et al*. (2013), en el que se registró que los compuestos etil acetato y propil acetato provocan la mayor respuesta en adultos de *Holotrichia serrata* (F.) y el correspondiente a larvas de *M. melolontha* (a la fecha, el único trabajo reportado para estadios inmaduros en el que se han efectuado pruebas con antenas y palpos), en donde se observó que entre varios compuestos derivados del alcohol, aldehídos y cetonas, el etanol fue el que provocó las respuestas significativas (Eilers *et al*. 2012).

Para especies distribuidas en México, no existen a la fecha estudios electrofisiológicos ni de EAG. No obstante, ya se han iniciado algunos registros con volátiles de "azumiate" para adultos de *M. nigripes*, así como con volátiles de encino para adultos de *P. ravida*. También se espera comenzar con registros de este tipo para las etapas larvarias de varias especies de los géneros con los cuales se ha trabajado tradicionalmente.

4. CQS y CQA: conclusiones y perspectivas

En el año 2005, el autor del presente ensayo inició formalmente su carrera en la Ecología química. Aunque estrictamente el primer manuscrito sobre el tema fue publicado dos años antes, no fue sino hasta hace una década que se adquirió conciencia de la importancia de esta área de estudio en el ámbito de la investigación en México. Gran parte de estos diez años de trabajo se han centrado en el generar información sobre la CQS de algunas especies distribuidas en México, como ya se ha descrito. Gracias a ello, en la actualidad ya puede pensarse seriamente en un enfoque aplicado de esta área de estudio, principalmente en aspectos agroecológicos y sistemáticos del grupo Melolonthidae.

En la cuestión agroecológica, a pesar de algunos intentos por disminuir los daños provocados por las especies de melolóntidos consideradas "plagas", ya sea con agroquímicos (sin validaciones que permitan la recomendación confiable de algún producto, a la fecha), microorganismos (Vargas y Abarca 1998, Ibañez *et al*. 2015) o extractos vegetales (Salamanca *et al*. 2001, Aragón

et al. 2002), no se han obtenido resultados consistentes. De ahí que se haya optado por explorar otras opciones acordes con el ambiente natural y desde hace algunos años, el uso de atrayentes y/o feromonas sexuales ha resurgido como una alternativa viable (Leal 1998, Robbins *et al*. 2006). El objetivo de utilizar estas sustancias es el de atraer a uno de los sexos (en este caso, a los machos) a trampas diseñadas para efectos de detección y monitoreo de poblaciones, así como para la alteración de su apareamiento (Romero-López 2012). El panorama es alentador si se toman como referencia los trabajos con trampas cebadas con atrayentes o feromonas sexuales, desde los pruebas pioneras con *C. zealandica* (Henzell 1970) y *Po. japonica* (Klostermeyer 1985) hasta pruebas más recientes con feromonas de especies de los géneros *Anomala*, *Melolontha* y *Phyllophaga* (Leal 1998, Ruther *et al*. 2002, Robbins *et al*. 2006). Con la propuesta del esquema de CQS, el establecimiento de un programa de manejo basado en atrayentes y/o feromonas sexuales de los melolóntidos mexicanos no sólo depende de la extracción e identificación del infoquímico involucrado (considerando ahora lo que podrían producir las bacterias endosimbióticas), sino también del significado del conjunto "emisor", "receptor" y comportamiento precopulatorio de cada una de las especies. Entre más se conozca de todo el esquema, más posibilidades de éxito se tendrán al momento de instaurar un sistema de trampeo con atrayentes y feromonas.

Desde el punto de vista sistemático, se han obtenido evidencias que permiten complementar la información sobre la clasificación tradicional basada en caracteres morfológicos de los melolóntidos y sobre la biodiversidad del grupo. Por un lado, al conocer la estructura química de sus atrayentes y/o feromonas sexuales, pueden encontrarse consistencias en su composición química, lo que ha permitido agruparlos en taxa diferentes, ya sea porque prevalecen los derivados de ácidos grasos y algunos alcaloides o porque predominan los derivados de aminoácidos y fenoles, según sea el caso (Leal 1998, Zarbin *et al*. 2007). De igual forma, al comparar los diferentes sitios productores de las sustancias atrayentes se sabe que algunas hembras las producen en células epiteliales asociadas a la cutícula (Tada y Leal 1997) y otras en un epitelio glandular especializado (Kim y Leal 1999) o por la actividad de microorganismos simbióticos (Hoyt *et al*. 1971). Al analizar cada variante de producción-liberación, la variante 'epitelial cuticular' es característica de los integrantes de la subfamilia Rutelinae y las otras dos son propias de los Melolonthinae, lo cual también coincide con la clasificación tradicional. La excepción a la regla es *Heptophylla picea* Motschulsky, 1857, especie ubicada originalmente en la subfamilia Melolonthinae pero que produce su feromona sexual como un rutelino (Tada y Leal 1997); con esta situación iniciaron los cuestionamientos hacia la forma original de clasificar y surgió la propuesta de considerar los aspectos de CQS. También el hecho de que los machos sean los receptores de los atrayentes y feromonas sexuales (Morón 1986, Leal 1998, Romero-López *et al*. 2005a) y que esto coincida con un mayor número y diversidad de quimiorreceptores con respecto a las lamelas de hembras, permite pensar que este caracter morfológico podría brindar información importante desde el punto de vista taxonómico, como han propuesto Ahrens y Vogler (2008) para melolóntidos de distintas regiones del mundo. De igual forma, Morón (1986) y Romero-López *et al*. (2004, 2010b) han sentado las bases para incorporar este enfoque en el estudio de especies mexicanas. Esta idea ha sido retomada con otras especies, como algunos integrantes de hoplinos (Carrillo-Ruiz y Morón 2006, Romero-López *et al*. 2013), con una mayor profundidad en cuestiones filogenéticas, a la par de otros caracteres morfológicos. Es probable que al conocer aquellos aspectos de la producción y liberación de las feromonas sexuales, los sitios de recepción de éstas, así como los principales patrones de comportamiento precopulatorio, se adquieran más y mejores herramientas que aclaren las dudas que aún surgen al tratar de clasificar a los melolóntidos e incluso, sobre aspectos evolutivos del grupo.

En torno a la CQA, a pesar de la gran cantidad de literatura relacionada con los melolóntidos de otras latitudes y sus plantas hospederas, sobre todo con el objetivo de elaborar "trampas multiespecíficas" con mezclas de feromonas sexuales con volátiles de plantas (Ruther *et al*. 2002, Romero-López 2012), para especies mexicanas se han dado "los primeros pasos", desde una perspectiva integral. Esto es, que la identificación del "mensaje químico" en las plantas no es el objetivo principal; al igual que con la CQS, el estudio del esquema de CQA pretende obtener información conjunta de la interacción melolóntido-planta, del "emisor" y del "receptor". Se plantea que a partir de esta visión, puedan atenderse vacíos de información taxonómica, filogenética y agroecológica de melolóntidos endémicos de México, a mediano plazo.

A manera de comentario final, habrá que señalar que una década de estudios en esta línea de investigación han sido suficientes para el establecimiento de un esquema de trabajo sistematizado, ordenado y consistente. Esto ha sentado las bases para que en los últimos 2 años se haya logrado un avance significativo en la obtención de información sobre cada componente de la CQS y CQA, para un mayor número de especies. El panorama es alentador para los próximos años, ya que se está en una etapa interesante de formación de recursos humanos capacitados, sensibilizados y convencidos de dar continuidad a esta metodología de trabajo, además de que se cuenta ya con resultados que permiten pensar en la generación de patentes y de sistemas de trampeo basados en infoquímicos para la captura de melolóntidos, con fines tanto de manejo como de conservación.

AGRADECIMIENTOS

A la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado de la Benemérita Universidad Autónoma de

Puebla (BUAP) VIEP, BUAP por el apoyo al proyecto ROLA-NAT151: "Búsqueda de microorganismos con potencial para la producción de atrayentes sexuales, presentes en el aparato reproductor de hembras de coleópteros Melolonthidae". Al Centro de Desarrollo de Productos Bióticos del Instituto Politécnico Nacional, al Instituto de Ecología A.C., a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la BUAP, CEPROBI, INECOL, UNAM y BUAP por ser instituciones que en estos 10 años han permitido los innumerables intentos de consolidar a la CQS y CQA en México. A todos aquellos profesionales que en esta década han apoyado la causa, principalmente Francisco Javier Villalobos, René Arzuffi, Agustín Aragón, Jorge Valdez y Miguel Angel Morón.

LITERATURA CITADA

Adler, V.E. & M. Jacobson. 1971. Electroantennogram responses of adult male and female Japanese beetles to their extracts. *Journal of Economical Entomology*, 64(6): 1561-1562.

Agelopoulos, N.G., A.M. Hooper, S.P. Maniar, J.A. Pickett & L.J. Wadhams. 1999. A novel approach for isolation of volatile chemicals released by individual leaves of a plant *in situ*. *Journal of Chemical Ecology*, 25(6): 1411-1425.

Ahrens, D. & A.P. Vogler. 2008. Towards the phylogeny of chafers (Sericini): analysis of alignment-variable sequences and the evolution of segment numbers in the antennal club. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 47(2): 783-798.

Aragón, A, J.F. López-Olguín, A.M. Tapia, N. Bonilla y B.C. Pérez-Torres. 2002. Extractos vegetales, una alternativa para el control de plagas del amaranto *Amaranthus hypochondriacus* L. Métodos para la Generación de Tecnología Agrícola de Punta. Publicación especial de la BUAP, Pue. México.

Aragón, A., G. Lugo-García, A.R. Olivas, P.C. Álvarez, J.R.V. Cota y M.A. Morón. 2010. Huéspedes vegetales de adultos de Coleoptera Scarabaeoidea en el Valle del Carrizo, Sinaloa, México. *Southwestern Entomologist*, 35(1): 99-108.

Arce-Peréz, R. y Morón, M.A. 1999. El ciclo de vida de *Paragymnetis flavomarginata sallei* Schaum, 1849 (Coleoptera: Melolonthidae: Cetoniinae), con observaciones sobre su biología. *Folia Entomológica Mex*icana, (105): 37-54.

Arredondo-Bernal, H.C., J. Cibrián-Tovar & R.N. Williams. 1995. Responses of *Macrodactylus* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae) and other insects to food attractant in Tlaxcala and Jalisco, Mexico. *Florida Entomologist* 78(1): 56-61.

Benítez-Herrera, L.N., I. Martínez y A.A. Romero-López. 2015. Anatomía del aparato reproductor de hembras y machos de *Macrodactylus mexicanus* y posible participación en su comunicación química sexual. *Southwestern Entomologist*, 40(1): 189-198.

Blossey, B. & T.R. Hunt-Joshi. 2003. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology*, 48: 521-547.

Carrillo-Ruiz, H. & M.A. Morón. 2006. Study on the phylogenetic relationships of the Hopliids (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 108(3): 619-638.

Chapman, R.B. 1975. Field assessment of a sex attractant for control of grass grub, *Costelytra zealandica* (White). Thesis for the degree of M. Agr. Sc. University of Canterbury, Lincoln College. New Zealand.

Cherman, M.A. y M.A. Morón. 2014. Validación de la familia Melolonthidae Leach, 1819 (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s), 30(1): 201-220.

Dicke, M. & M.W. Sabelis. 1988. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology,* 2(2): 131-139.

Dickschat, J. S., I. Wagner-Döbler & S. Schulz. 2005. The chafer pheromone buibuilactone and ant pyrazines are also produced by marine bacteria. *Journal of Chemical Ecology*, 31(4): 925-947.

Domek, J.M. & D.T. Johnson. 1988. Demonstration of semiochemically induced aggregation in the Green June beetle, *Cotinis nitida* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Entomology*, 17(2): 147-149.

Dudareva, N., E. Pichersky & J. Gershenzon. 2004. Biochemistry of plant volatiles. *Plant Physiology*, 135(4): 1893-1902.

Eberhard, W.G. 1993. Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). *Journal of Natural History,* 27(3): 683-717.

Effmert, U., J. Große, U.S. Röse, F. Ehrig, R. Kägi & B. Piechulla. 2005. Volatile composition, emission pattern, and localization of floral scent emission in *Mirabilis jalapa* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany*, 92(1): 2-12.

Eilers, E. J., G. Talarico, B.S. Hansson, M. Hilker & A. Reinecke. 2012. Sensing the underground–ultrastructure and function of sensory organs in root-feeding *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabaeinae) larvae. *PloS one*, *7*(7), e41357.

Facundo, H.T., C.E. Linn Jr., M.G. Villani & W.L. Roelofs. 1999. Emergence, mating and postmating behaviors of the oriental beetle (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Behavior*, 12(2): 175-192.

Falach, L., M. Cojocaru & A. Shani. 2003. Evidence for a short-range sex pheromone in female *Maladera matrida* beetle. *Journal of Chemical Ecology*, 29(3): 603-613.

Glas, J.J., B.C. Schimmel, J.M. Alba, R. Escobar-Bravo, R.C. Schuurink & M.R. Kant. 2012. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(12): 17077-17103.

Guppy, J.C. 1982. Effects of temperature and light intensity on nocturnal activity patterns of the Northern june beetle, *Phyllophaga fusca* and the common june beetle, *P. anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*, 114(12): 1151-1157.

Hansson, B., M.C. Larsson, & W.S. Leal. 1999. Green leaf volatile-detecting olfactory receptor neurones display very high sensitivity and specificity in a scarab beetle. *Physiological Entomology*, 24(2): 121-126.

Harari, A.R., D. Ben-Yakir & D. Rosen. 1994. Mechanism of aggregation behavior in *Maladera matrida* Argaman (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(2): 361-371.

Heath, J.J., R.N. Williams & P.L. Phelan. 2001. High light intensity: a critical factor in the wind-tunnel flight of two scarabs, the rose chafer and Japanese beetle. *Journal of Chemical Ecology,* 27(3): 419-429.

Henzell, R.F. 1970. Phenol, an attractant for the male grass grub beetle *Costelytra zealandica* (White) (Scarabaeidae: Coleoptera). *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 13(2): 294-296.

Hoyt, C.P., G.O. Osborne & A.P. Mulcock. 1971. Production of an insect sex attractant by simbiotic bacteria. *Nature*, (230): 472-473.

Ibañez, E. C., S.R. Navarro, L.D.C.S. Pérez, A.H. Partida & J.E.B. Florido. 2015. Actividad insecticida *in vitro* de extracto crudo de *Beauveria bassiana* (Bálsamo) Vuillemin sobre larvas de *Phyllophaga* spp. (Harris). *Revista de Protección Vegetal*, 29(3), 226.

Imai, T., M. Maekawa, S. Tsuchiya & T. Fujimori. 1998. Field attraction of *Hoplia communis* to 2-phenyethanol, a major volatile component from host flowers, *Rosa* spp. *Journal of Chemical Ecology*, 24(7): 1491-1499.

Kim, J.Y. & W.S. Leal. 1999. Eversible pheromone gland in a melolonthinae beetle, *Holotrichia parallela. Journal of Chemical Ecology,* 25(4): 825–833.

Kim, J.Y. & W.S. Leal. 2000. Ultrastructure of pheromone-detecting sensillum placodeum of the Japanese beetle, *Popillia japonica* Newmann (Coleoptera: Scarabaeidae). *Arthropod structure & development*, *29*(2), 121-128.

Klostermeyer, L. E. 1985. Japanese beetle (Coleoptera: Scarahaeidae) traps: comparison of commercial and homemade traps. *Journal of Economic Entomology*, 78(2), 454-459.

Ladd, T.L. Jr. & T.P. McGovern. 1980. Japanese beetle: a superior attractant, phenethyl propionate + eugenol + geraniol 3:7:3. *Journal of Economic Entomology,* 73(5): 689–91.

Larsson, M. C., Leal, W. S. & Hansson, B. S. 1999. Olfactory receptor neurons specific to chiral sex pheromone components in male and female *Anomala cuprea* beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 184(4): 353-359.

Larsson, M.C., W.S. Leal & B.S. Hansson. 2001. Olfactory receptor neurons detecting plant odours and male volatiles in *Anomala cuprea* beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Physiology*, 47(9): 1065-1076.

Leal, W.S. 1998. Chemical ecology of phytophagous scarab beetles. *Annual Reviews of Entomology*, 43(1): 39-61.

Leal, W.S. 2001. Molecules and macromolecules involved in chemical communication of scarab beetles. *Pure Applied Chemistry,* 73(3): 613–616.

Leal, W.S. & F. Mochizuki. 1993. Sex pheromone reception in the scarab beetle *Anomala cuprea. Naturwissenschafter*, (80): 278-281.

Leal, W.S., F. Mochizuki, S. Wakamura & T. Yasuda. 1992. Electroantennographic detection of *Anomala cuprea* Hope (Coleoptera:Scarabaeidae) sex pheromone. *Applied Entomology and Zoology*, 27(2): 289-291.

Leal, W.S., M. Sawada, S. Matsuyama, Y. Kuwahara & M. Hasegawa. 1993. Unusual periodicity of sex pheromone production in the large black chafer *Holotrichia parallela. Journal of Chemical Ecology*, 19(7): 1381-1391.

Leal, W.S., M. Hasegawa, M. Sawada, M. Ono & Y. Ueda. 1994. Identification and field evaluation of *Anomala octiescostata* (Coleoptera: Scarabaeidae) sex pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 20(7): 1643-1655.

Leal, W.S., P.H.G. Zarbin, H. Wojtasek, S. Kuwahara, M. Hasegawa & Y. Ueda. 1997. Medicinal alkaloid as a sex pheromone. *Nature*, (385): 213.

Loughrin, J.H., D.A. Potter & T.R. Hamilton-Kemp. 1995. Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman). *Journal of Chemical Ecology*, 21(10): 1457-1467.

Maïbèche-Coisne, M., A.A. Nikonov, Y. Ishida, E. Jacquin-Joly & W.S. Leal. 2004. Pheromone anosmia in a scarab beetle induced by in vivo inhibition of a pheromone-degrading enzyme. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(31): 11459-11464.

Marín-Loaiza, J.C. y C.L. Céspedes. 2007. Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 30(4): 327-351.

Martínez-Bonilla, O.K., A.A. Romero-López y S. Galicia-Isasmendi. 2014. “Cuerpos de seta” en el sistema olfativo de *Macrodactylus nigripes* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). *Entomología mexicana*, 13(1): 536-540.

Martínez-Bonilla, O.K., A.A. Romero-López y L.N. Benítez-Herrera. 2015. Morfometría corporal y antenal de *Macrodactylus mexicanus* y *Macrodactylus nigripes* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) y descripción de sus sensilas lamelares. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología* (nueva serie), número especial (1):81–87.

McNeil, J.N. 1991. Behavioral ecology of pheromone-

mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps. *Annual Review of Entomology*, 36: 407-430.

Meinecke, C.C. 1975. Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Zoomorphologie* (Springer-Verlag), 82(1): 1-42.

Méndez-Aguilar, M.J., A.E. Castro-Ramírez, J.C. Rojas y E. Huerta-lwanga. 2008. Respuesta olfativa de larvas de *Phyllophaga ravida* y *P. tumulosa* (Melolonthidae) a volátiles de raíces de cuatro plantas hospederas. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 24(1): 115-128.

Morón, M.A. 1986. El género *Phyllophaga* en México (Insecta: Coleoptera). Morfología, distribución y sistemática supraespecífica. Publicación 20. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México.

Morón, M.A., S. Hernández-Rodriguez y A. Ramírez-Campos. 1996. El complejo gallina ciega (Coleoptera: Melolonthidae) asociado con la caña de azúcar en Nayarit, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (98): 1-44.

Morón, M.A., G. Nogueira, C.V. Rojas-Gómez y R. Arce-Pérez. 2014. Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) en México. *Revista mexicana de Biodiversidad*, (85): 298-302.

Morón, M.A. 1997. Antecedentes (pp. 1-8). In: Morón, M.A., B.C. Ratcliffe y C. Deloya (Eds.). Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamelicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae, Trichiinae, Valginae y Melolonthinae. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Sociedad Mexicana de Entomología (SME)., México.

Nojima, S., P.S. Robbins, G.A. Salsbury, B.D. Morris, W.L. Roelofs & M.G. Villani. 2003. L-leucine methyl ester: the female-produced sex pheromone of the scarab beetle *Phyllophaga lanceolata*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(11): 2439-2446.

Ochieng, S.A., P.S. Robbins, W.L. Roelofs & T.C. Baker. 2002. Sex pheromone reception in the scarab beetle *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 95(1): 97-102.

Oehlschlager, A.C., W.S. Leal, L. González, M. Chacón & R. Andrade. 2003. Trapping of *Phyllophaga elenans* with a female-produced pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 29(1): 27-36.

Oliveira, L.J. & M.A. García. 2003. Flight, feeding and reproductive behavior of *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Coleoptera: Melolonthidae) adults. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 38(2): 179-186.

Osborne, G.O. & J.F. Boyd. 1974. Chemical attractants for larvae of *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 1(3): 371-374.

Peñuelas, J. & J. Llusià. 2003. BVOCs: plant defense against climate warming? *Trends in Plant Science*, 8(3): 105-109.

Pichersky, E. & J. Gershenzon. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(3): 237-243.

Potter, D. A. 1980. Flight activity and sex attraction of northern and southern masked chafers in Kentucky turfgrass. *Annals of the Entomological Society of America*, 73(4): 414-417.

Reinecke, A., J. Ruther & M. Hilker. 2002. The scent of food and defence: green leaf volatiles and toluquinone as sex attractant mediate mate finding in the European cockchafer *Melolontha melolontha*. *Ecology Letters*, 5(2): 257-263.

Reinecke, A., J. Ruther, C.J. Mayer & M. Hilker. 2006. Optimized trap lure for male *Melolontha* cockchafers. *Journal of Applied Entomology*, 130(3): 171-176.

Robbins, P.S., R.L. Crocker, S. Nojima, B.D. Morris, W.L. Roelofs & M.G. Villani. 2003. Methyl 2-(methylthiol) benzoate: the unique sulfur-containing sex pheromone of *Phyllophaga crinita*. *Naturwissenschaften*, 90(11): 517-520.

Robbins, P.S., S.R. Alm, C.D. Armstrong, A.L. Averill, T.C. Baker, R.J. Bauernfiend, F.P. Baxendale, S.K. Braman, R.L. Brandenburg, D.B. Cash, G.J. Couch, R.S. Cowles, R.L. Crocker, Z.D. DeLamar, T.G. Dittl, S.M. Fitzpatrick, K.L. Flanders, T. Forgatsch, T.J. Gibb, B.D. Gill, D.O. Gilrein, C.S. Gorsuch, A.M. Hammond, P.D. Hastings, D.W. Held, P.R. Heller, R.T. Hiskes, J.L. Holliman, W.G. Hudson, M.G. Klein, V.L. Krischik, D.J. Lee, C.E. Linn Jr., N.J. Luce, K.E. MacKenzie, C.M. Mannion, S. Polavarapu, D.A. Potter, W.L. Roelofs, B.M. Royals, G.A. Salsbury, N.M. Schiff, D.J. Shetlar, M. Skinner, B.L. Sparks, J.A. Sutschek, T.P. Sutschek, S.R. Swier, M.M. Sylvia, N.J. Vickers, P.J. Vittum, R.B. Weidman, D.C. Weber, R.C. Williamson & M.G. Villani. 2006. Trapping *Phyllophaga* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) with sex attractants in the United States and Canada. *Journal of Insect Science*, 6(39): 1-124.

Rodriguez, R., & R. Redman. 2008. More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 59(5): 1109-1114.

Roelofs, W.L. 1979. Electroantennograms. *Chemtech*, (9): 222-227.

Romero-López, A.A. 2012. Uso de feromonas sexuales para el conocimiento y manejo de los "ensambles gallina ciega" en México. *Interciencia*, 37(7): 559-564.

Romero-López, A.A. y R. Arzuffi. 2010. Evidencias sobre la producción y liberación de compuestos bioactivos de la feromona sexual de un melolóntido mexicano. (pp. 204-222). In: Rodríguez del Bosque, L.A. y M.A. Morón (Eds.). *Ecología y control de plagas edafícolas*. Publicación especial del Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México.

Romero-López, A.A. & M.A. Morón. 2013. Sexual dimorphism in antennae of Mexican species of *Phyllophaga* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). (pp. 17-34). In*:* Moriyama, H. (Ed.). *Sexual Dimorphism*. In Tech Publisher, Croatia.

Romero-López, A.A., R. Arzuffi, F.J. Villalobos y M.A. Morón. 2003. Comportamiento sexual de *Phyllophaga obsoleta* (Coleoptera: Melolonthidae). *Entomología mexicana*, 2: 197-202.

Romero-López, A.A., R. Arzuffi, J. Valdez, M.A. Morón, F.J. Villalobos & V. Castrejón-Gómez. 2004. Sensory organs in the antennae of *Phyllophaga obsoleta* Blanchard (Coleoptera: Melolonthidae). *Annals of Entomological Society of America*, 97(6): 1306-1312.

Romero-López, A.A., R. Arzuffi y M.A. Morón. 2005a. Feromonas y atrayentes sexuales en los ColeopteraMelolonthidae de importancia agrícola. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(2): 233-245.

Romero-López, A.A., R. Arzuffi y N. Robledo. 2005b. Compuestos bioactivos contenidos dentro de la cámara genital eversible de *Phyllophaga obsoleta*. *Revista Latinoamericana de Química*, 33(1): 30-39.

Romero-López, A.A., A. Aragón y R. Arzuffi. 2007. Estudio comparativo del comportamiento sexual de cuatro especies de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae). *Entomología mexicana*, 6: 275-281.

Romero-López, A.A., R. Arzuffi, J. Valdez y M.A. Morón. 2009. Morfología y protrusión-retracción de la cámara genital femenina de *Phyllophaga obsoleta* (Coleoptera: Melolonthidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 25(2): 315-321.

Romero-López, A.A., I. Martínez M. & M.A. Morón. 2010a. Morphology of the genital chamber and accessory glands of *Phyllophaga opaca* Moser (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) females. *World Journal of Zoology*, 5(3): 210-216.

Romero-López, A.A., M.A. Morón & J. Valdez. 2010b. Sexual dimorphism in antennal receptors of *Phyllophaga ravida* Blanchard (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). *Neotropical Entomology*, 39(6): 957-966.

Romero-López, A.A., R. Arzuffi, J. Valdez, E. Sánchez-Espíndola & M.A. Morón. 2011. Tissues involved in sex pheromone production in *Phyllophaga obsoleta* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). *Annals of Entomological Society of America*, 104(5): 960-965.

Romero-López, A.A., H. Carrillo-Ruiz & M.A. Morón. 2013. Morphological diversity of antennal sensilla in Hopliinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). *Academic Journal of Entomology*, 6(1): 20-26.

Romero-López, A.A. y L.N. Benítez-Herrera. 2014. Dimorfismo sexual en "melolóntidos" (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) con mazas antenales mayores en machos que en hembras. *Entomología Mexicana* 13(2): 380-386.

Romero-López, A.A., G. Lugo-García y G. Yanez-Gómez. 2016a. *Esquema general de liberación y recepción de infoquímicos en dos "melolóntidos" (Coleoptera: Melolonthidae) de Sinaloa, México*. In: Lugo-García, G.A., Aragón, A. y M.A. Morón (Eds.). X Mesa Redonda de plagas del suelo (Aceptado).

Romero-López, A.A., M. Rosete-Enríquez, F.J. Pérez-Estrada, M.R. Trujillo-Vélez y A. Sánchez-Cruz. 2016b. Microorganismos alojados en el interior del aparato reproductor de coleópteros Melolonthidae como potenciales productores de atrayentes sexuales. In: Lugo-García, G.A., Aragón, A. y M.A. Morón (Eds.). X Mesa Redonda de plagas del suelo (Aceptado).

Ruther, J., A. Reinecke, K. Thiemann, T. Tolasch, W. Francke & M. Hilker. 2000. Mate finding in the forest cockchafer *Melolontha hippocastani*, mediated by volatiles from plants and females. *Physiological Entomology*, 25(2): 172-179.

Ruther, J., A. Reinecke & M. Hilker. 2002. Plant volatiles in the sexual communication of *Melolontha hippocastani*: response towards time dependent bouquets and novel function of (Z)-3-hexen-1-ol as a sexual kairomone. *Ecological Entomology*, 27(1): 76-83.

Salamanca, C., M.C. Jaramillo, G.J. Arango, M.E. Londoño, J.A. Tobón y A. Henao. 2001. Evaluación de la actividad biológica de extractos vegetales sobre *Phyllophaga obsoleta* Blanchard (Col: Melolonthidae). *Actualidades Biológicas*, *23*(75), 5-11.

Sánchez-Osorio, I., R. Tapias, I. Domínguez y G. López. 2007. Caracterización de la respuesta electroantenográfica de *Cerambyx welensii* Küster y *Prinobius germari* Dejean (Coleoptera: Cerambycidae). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16(1): 95-106.

Subaharan, K., A.R.V. Kumar & P. Ganiger. 2013. Electrophysiological responses of chafer beetle, *Holotrichia serrata* (F.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 12(2): 155-159.

Switzer, P.V., P.S. Forsythe, K. Escajeda & K.C. Kruse. 2004. Effects of environmental and social conditions on homosexual pairing in the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman). *Journal of Insect Behavior*, 17(1): 1-16.

Tada, S. & W.S. Leal. 1997. Localization and morphology of the sex pheromone glands in scarab beetles (Coleoptera: Rutelinae, Melolonthinae). *Journal of Chemical Ecology*, 23: 903-915.

Teetes, G.L., L.J. Wade, R.C. Mcintyre & C.A. Schaefer. 1976. Distribution and seasonal biology of *Phyllophaga crinita* in the Texas high plains. *Journal of Economical Entomology*, 69(1): 59-63.

Vargas, E. y G. Abarca. 1998. Relación entre el estrés y las bacterias entomopatógenas *Pantoea* (*Erwinia*) *agglomerans* (herbicola) y *Bacillus cereus* en jobotos (Coleoptera: Melolonthidae) (*Phyllophaga* spp., *Anomala* spp. y *Cyclocephala* spp.). *Costa Rica.*

Agronomía Mesoamericana, (9): 25-30.

Vaughn, S.F. 2001. Plant volatiles. *Encyclopedia of Life Sciences.* Nature Publishing Group, McMillan Publishers Ltd. England.

Villalobos, F. J. 1990. Observaciones sobre la cópula de *Phyllophaga vetula* (Horn) (Coleoptera: Melolonthidae) del bosque de Chapultepec. Memorias del XXV Congreso Nacional de Entomología. Oaxaca, México. Sociedad Mexicana de Entomología.

Visser, J.H. 1986. Host odour perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31(1): 121-144.

Visser, J.H. & R. De Jong. 1988. Olfactory coding in the perception of semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 14(11): 2005-2017.

Wadhams, L.J. 1992. The perception of semiochemicals. (pp. 152-162). In: Crampton, J.M. & I. Eggleston (Eds). *Insect Molecular Science. Proceedings 16th Symposium of the Royal Entomological Society London.* Academic Press, London.

Wagner, G. J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology*, 96(3): 675-679.

Ward, A., C. Moore, V. Anitha, J. Wightman & D.J. Rogers. 2002. Identification of the sex pheromone of *Holotrichia reynaudi*. *Journal of Chemical Ecology*, 28(3): 515-522.

Weissteiner, S. & S. Schütz. 2006. Are different volatile pattern influencing host plant choice of belowground living insects? *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, (15): 51-55.

Weissteiner, S., W. Huetteroth, M. Kollmann, B. Weißbecker, R. Romani, J. Schachtner & S. Schütz. 2012. Cockchafer larvae smell host root scents in soil. *PloS one*, 7(10): e45827.

Williams, R.N., D.S. Fickle & T.P. McGovern. 1993. Attractants for the rose chafer, *Macrodactylus subspinosus* (F.), containing alpha-ionone. United States Department of Agriculture, Patent 5,202,124.

Williams, R.N., D.S. Fickle, T.P. McGovern & M.G. Klein. 2000. Development of an attractant for the scarab pest *Macrodactylus subspinosus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Economic Entomology*, 93(5): 480-1484.

Yarden, G. & A. Shani. 1994. Evidence for volatile chemical attractants in the beetle *Maladera matrida* Argman (Coleoptera: Melolonthidae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(10): 2673-2685.

Yarden, G., A. Shani & W.S. Leal. 1996. (Z, E)-α-Farnesene-An electroantennogram-active component of *Maladera matrida* volatiles. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*, 4(3): 283-287.

Zarbin, P. H., W.S. Leal, W. S., C.J. Ávila & L.J. Oliveira. 2007. Identification of the sex pheromone of *Phyllophaga cuyabana* (Coleoptera: Melolonthidae). *Tetrahedron Letters*, *48*(11): 1991-1992.

Zhang, A., H.T. Facundo, P.S. Robbins, C.E. Linn Jr., J.L. Hanula, M.G. Villani & W.L. Roelofs. 1994. Identification and synthesis of female sex pheromone of oriental beetle, *Anomala orientalis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Chemical Ecology*, 20(9): 2415-2427.

Zhang, A., P.S. Robbins, W.S. Leal, C.E. Linn Jr., M.G. Villani & W.L. Roelofs. 1997. Essential amino acid methyl esters: major sex pheromone components of the cranberry white grub, *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Chemical Ecology*, 23(1): 231-245.

Recibido: 18 de junio 2015
Aceptado: 21 de junio 2016